

噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾解毒酶系活性与生长繁殖的影响

梁炜博¹, 向 兴¹, 王学贵^{1,*}, 杨群芳¹, 罗家栋²

(1. 四川农业大学无公害农药研究实验室, 成都 611130;

2. 宜宾市农业局植保站, 四川宜宾 644000)

摘要:【目的】斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 是一种重要农业害虫, 因药物、外界环境等选择压力的不同, 造成其生长发育有所差异。噻虫啉是第二代氯代烟碱类杀虫剂, 对昆虫烟碱型乙酰胆碱受体有很强的激动作用。本实验旨在探讨噻虫啉对斜纹夜蛾的亚致死效应, 为斜纹夜蛾的综合防治和噻虫啉的合理使用提供理论依据。【方法】采用饲料混毒法, 测定噻虫啉对斜纹夜蛾 3 龄幼虫的毒力, 确定其亚致死剂量 LC_{25} 和 LC_{50} 。通过离体酶活性测定, 分析噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾体内羧酸酯酶、谷胱甘肽-S 转移酶和多功能氧化酶 3 种代谢解毒酶活性的影响。记录各个年龄阶段的生长发育、繁殖力以及种群增长等数据, 应用特征年龄-龄期及两性生命表方法分析 LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理和对照的斜纹夜蛾子代(F_1) 两性生命表参数的差异。【结果】以 LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理斜纹夜蛾 3 龄幼虫 48 h, 羧酸酯酶活性均受到明显诱导, 分别升高了 14.2% 和 45.1%; 谷胱甘肽-S 转移酶活性受到明显的抑制, 分别降低了 9.8% 和 37.1%; 而多功能氧化酶活性均低于对照, 其抑制作用与浓度成正比, 但差异不显著。 LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理斜纹夜蛾幼虫后, 子代(F_1) 的成虫前期分别比对照延长了 3.05 d 和 4.80 d, 雄成虫寿命分别缩短了 2.06 d 和 3.31 d, 雌成虫寿命分别缩短了 0.13 d 和 0.92 d; 其单雌产卵量均显著减少, 分别降低了 17.7% 和 33.3%; 化蛹率分别降低了 10.7% 和 11.4%; 两个处理的内禀增长率(r)、周限增长率(λ)和净增殖率(R_0)均显著小于对照, 平均世代时间(T)均明显延长。【结论】羧酸酯酶可能为斜纹夜蛾对噻虫啉解毒代谢过程中的主要解毒酶, 在其后续抗性形成中起主要作用; 噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾的生长、发育、繁殖有显著的抑制作用。

关键词: 斜纹夜蛾; 噻虫啉; 亚致死效应; 代谢解毒酶; 两性生命表

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2017)10-1187-11

Effects of sublethal doses of thiacloprid on the detoxifying enzyme activities and the growth and reproduction of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae)

LIANG Wei-Bo¹, XIANG Xing¹, WANG Xue-Gui^{1,*}, YANG Qun-Fang¹, LUO Jia-Dong² (1. Biorational Pesticide Research Laboratory, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. Plant Protection Station, Bureau of Agriculture of Yibin City, Yibin, Sichuan 644000, China)

Abstract: 【Aim】*Spodoptera litura* (Fabricius) is an important agricultural insect pest, and its growth and development are different under the selective pressure of different drugs and environments. Thiacloprid, the second neonicotinoid insecticide, has potent agonist activity on nicotinic acetylcholine receptors of insects. This study aims to explore the sublethal effects of thiacloprid on *S. litura* so as to

provide a scientific basis for the integrated management program for *S. litura* and the rational use of thiacloprid. 【Methods】 The toxicity of thiacloprid on the 3rd instar larvae of *S. litura* was assayed with diet-incorporation bioassays, and the effects of thiacloprid at two sublethal doses (LC_{25} and LC_{50}) on the activities of three detoxifying enzymes including the carboxylesterase (CarE), glutathione-S-transferase (GSTs) and P450-ECOD were analyzed by *in vitro* enzyme activity assay. The growth, fecundity and population growth data of the tested insects were recorded, and the differences of the age-stage two-sex life table parameters between the LC_{25} and LC_{50} treatment groups and the control group of the offspring (F_1) of *S. litura* were analyzed by using the age-stage two-sex life table method. 【Results】 The results showed that when the 3rd instar larvae of *S. litura* were treated with two sublethal doses of thiacloprid (LC_{25} and LC_{50}) for 48 h, the CarE activities obviously increased by 14.2% and 45.1%, respectively, whereas the GSTs activities were inhibited significantly with the inhibition rates of 9.8% and 37.1%, respectively, as compared with those in the control. The activities of P450-ECOD in the treatment groups decreased with the inhibition effect positively related to the thiacloprid doses, but had no significant difference from those in the control group. The preadult duration of F_1 generation in the LC_{25} and LC_{50} treatment groups was prolonged about 3.05 d and 4.80 d, respectively, as compared with that of the control group, while the male adult longevities were shortened by 2.06 and 3.31 d, respectively, the female adult longevities were shortened by 0.13 and 0.92 d, respectively, and the mean numbers of eggs laid per female were decreased significantly by 17.7% and 33.3%, respectively. The pupation rates in the LC_{25} and LC_{50} treatment groups were decreased by 10.7% and 11.4%, respectively, and the intrinsic rates of increase (r), finite rates of increase (λ) and net reproductive rates (R_0) were significantly lower than that of the control group, and the mean generation time (T) became longer obviously. 【Conclusion】 The results demonstrate that CarE may be the major enzyme in the metabolic detoxification of thiacloprid in *S. litura* and involved in the resistance development, and the sublethal dose of thiacloprid can significantly restrain the growth, development and reproduction of *S. litura*.

Key words: *Spodoptera litura*; thiacloprid; sublethal effect; metabolic detoxification enzyme; age-stage two-sex life table

斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 属鳞翅目 (Lepidoptera) 夜蛾科 (Noctuidae), 是一种世界分布的多食性害虫, 为害棉花、烟草和蔬菜等多种经济作物 (Rehan and Freed, 2014; Takatsuka *et al.*, 2016)。噻虫啉是拜耳公司研发的第二代新型氯代烟碱类杀虫剂, 作为昆虫烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChRs) 的激动剂, 具有高效低毒, 环境相容性好等特点 (Abramović *et al.*, 2010; Kailasa and Rohit, 2017)。噻虫啉具强内吸活性, 主要针对刺吸式口器的蚜虫、叶蝉、粉虱, 同时兼治鳞翅目害虫 (Yue *et al.*, 2003; Abbas *et al.*, 2012; İsci *et al.*, 2017), 但经过长期广泛使用, 氯代烟碱类杀虫剂导致的抗性 & 交互抗性等问题日趋严重 (Bass *et al.*, 2014, 2015)。

杀虫剂施于田间后, 除对害虫有直接杀死作用外, 随着个体接触药量的差异, 药剂的降解和时间的推移, 其在环境中的毒力会逐渐递减到亚致死剂量, 导致部分个体产生亚致死效应 (Cutler *et al.*, 2006;

韩文素等, 2011), 引起害虫生态发育历期、生殖行为、蛹重、孵化率、性比等的改变以及抗药性的发展 (Alizadeh *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014; Dong *et al.*, 2017)。羧酸酯酶 (CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GSTs) 及多功能氧化酶 (MFO) 是昆虫体内重要的靶标酶和解毒酶系, 通过测定其活性变化来研究杀虫剂的亚致死效应, 已经成为毒理学研究的重要内容 (尹显慧等, 2008; Karuppaiah *et al.*, 2015)。杀虫剂亚致死剂量对昆虫体内的多种酶系产生诱导或抑制作用 (Sayyed *et al.*, 2008; 肖鹏等, 2009; 鄢铮和王正荣, 2011; Su *et al.*, 2012), 可以改变昆虫对杀虫剂的代谢, 从而影响害虫防治措施的有效性。噻虫啉是一种新烟碱类神经毒剂, 主要通过 & nAChRs 的独立亚基相互作用, 干扰昆虫神经系统的正常传导, 从而起到杀虫作用 (Langer-Jaesrich *et al.*, 2010), 但噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾的影响未见报道。本文研究了噻虫啉亚致死剂量处理斜纹

夜蛾 3 龄幼虫后, 对其主要解毒代谢酶和两性生命表参数的影响, 为噻虫啉的科学合理使用及斜纹夜蛾的综合防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及饲养

供试斜纹夜蛾 SE-Lab 品系 (SE-Lab), 2011 年从河南省济源白云实业有限公司购买连续饲养至今, 实验室饲养条件为温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $65\% \pm 5\%$, 光周期 14L: 10D。初孵幼虫放入含有人工饲料的养虫盒中, 直至化蛹, 然后采用 0.5% 次氯酸钠溶液对蛹消毒, 晾干后放入养虫笼内, 成虫羽化后饲喂 10% 蜂蜜水补充营养, 养虫笼内放入硫酸纸供其产卵, 定期收集卵块, 并用 0.5% 次氯酸钠溶液对卵块消毒后晾干, 待其孵化。

1.2 药剂及试剂

97% 噻虫啉 (thiacloprid) 原药, 购自拜耳公司; TritonX-100、 α -乙酸萘酯 (α -NA)、 α -萘酚、固蓝 B 盐和 1-氯-2,4-二硝基苯 (CDNB), 购自成都艾科达化学试剂有限公司; 二硫苏糖醇 (DTT)、苯甲基磺酰氟 (PMSF)、还原型谷胱甘肽、NADPH 和牛血清蛋白, 购自北京索莱宝科技有限公司; 毒扁豆碱, 购自 Sigma-Aldrich 公司; 乙二胺四乙酸二钠盐 (EDTA-Na)、十二烷基硫酸钠 (SDS)、考马斯亮蓝 G250、丙三醇、85% 磷酸、三氯乙酸 (TCA)、 KH_2PO_4 、 Na_2HPO_4 、氯仿、甘油和 NaOH 和浓盐酸, 购自成都市科龙化工试剂厂; 7-乙氧基香豆素、7-羟基香豆素、氧化型谷胱甘肽和谷胱甘肽还原酶, 购自阿拉丁试剂 (上海) 有限公司。

1.3 生物测定

饲料混毒法: 参照余慧灵等 (2015) 方法, 用丙酮将 97% 噻虫啉原药溶解, 然后用 0.1% Triton X-100 稀释成一定浓度, 取 1 mL 药液加入至 50 g 人工饲料中混匀, 配制成含噻虫啉浓度依次为 2.000, 1.000, 0.500, 0.250 和 0.125 $\mu\text{g/g}$ 的混毒人工饲料, 并设 0.1% Triton X-100 水溶液为空白对照。在细胞培养板加入一定量已配好的混毒饲料, 然后接入长势一致的斜纹夜蛾 3 龄初期幼虫 (试虫体重范围 8 ~ 12 mg/头), 每浓度处理 10 头, 每个处理重复 3 次。48 h 后检查死亡率, 计算 LC_{25} 和 LC_{50} 值及其置信限。用毛笔轻触虫体没有反应或不能协调运动的试虫均视为死亡。

1.4 解毒酶比活力测定

1.4.1 幼虫解剖: 从每个处理的每次重复选取健康、长势均一的 5 龄刚蜕皮试虫 5 头, 在冰袋上迅速解剖得到中肠, 并于预冷的 1.15% KCl 溶液中洗涤后用滤纸吸去残存溶液, 分别转移入 1.5 mL 离心管中, 用液氮速冻后储藏于 -70°C 冰箱备用。

1.4.2 羧酸酯酶活性测定: 取不同处理的斜纹夜蛾冻存的中肠, 加入预冷的 2 mL 磷酸盐缓冲液 (0.04 mol/L pH 7.0) 中, 冰浴下充分匀浆, 4°C 10 800 r/min 离心 10 min, 抽滤后取上清液作为酶液冰浴备用。参照 Asperen (1962) 和余慧灵等 (2015) 的方法: 体系反应体积为 3.2 mL, 含有 0.45 mL 磷酸盐缓冲液、1.8 mL 3×10^{-4} mol/L 的 α -NA 溶液 (含有毒扁豆碱) 与 50 μL 稀释后的酶液。混匀后于 30°C 恒温水浴锅中放置 15 min, 然后加入 0.9 mL 显色液 (固蓝 B 盐与 SDS 混合溶液), 摇匀后静置 2 min, 于 600 nm 比色测定, 对照试管在显色终止反应后补加酶液 50 μL 。用 α -萘酚标准曲线和酶液蛋白质含量标准曲线, 计算比活力 [$\text{mmol/min} \cdot \text{mg} \cdot \text{pro}$]。

1.4.3 谷胱甘肽-S-转移酶活性测定: 取不同处理的斜纹夜蛾冻存的中肠, 加入预冷的 2 mL 磷酸盐缓冲液 (0.1 mol/L, pH 6.5, 含 1.0 mmol/L EDTA), 冰浴下采用玻璃匀浆器充分匀浆, 4°C 10 800 r/min 离心 10 min, 抽滤后取上清液作为酶液冰浴备用。参照 Habig 和 Jakoby (1981) 的方法: 在比色皿中依次加入 2 470 μL 磷酸盐缓冲液, 90 μL CDBN (30 mmol/L), 50 μL 稀释后的酶液和 90 μL 还原型谷胱甘肽 (30 mmol/L), 体系反应体积为 2.7 mL, 迅速混匀后, 在 340 nm 下用时间驱动程序监测其吸光值在 2 min 内的变化, 根据酶液蛋白质含量标准曲线, 计算比活力 [$\text{mmol/min} \cdot \text{mg} \cdot \text{pro}$]。

1.4.4 细胞色素 P450 O-脱乙基酶活性测定: 采用 O-脱乙基香豆素法 (Li *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2016)。取不同处理的斜纹夜蛾冻存的中肠, 加 2 mL 磷酸缓冲液 (0.1 mol/L, pH 7.8, 含 0.1 mmol/L DTT, 0.1 mmol/L EDTA, 0.1 mmol/L PMSF, 20% 甘油) 匀浆, 匀浆液于 4°C 10 000 r/min 离心 10 min, 抽滤后取上清酶液备用。反应体系: 总体积为 935 μL , 含有 650 μL Tris-HCl 缓冲液 (0.1 mol/L, pH 7.8)、10 μL NADPH (12 mmol/L)、25 μL 7-乙氧基香豆素 (5 mmol/L) 和 250 μL 稀释后的酶液。混匀后于 35°C 恒温水浴锅中放置 15 min, 然后加入 10 μL 氧化型谷胱甘肽和 10 μL 谷胱甘肽还原酶, 室温静置 10 min, 加入 300 μL 15% TCA 终止反应, 对照

试管补加酶液 250 μL , 于 4°C 10 000 r/min 离心 1 min, 取上清液 1 mL 加入 450 μL Gly-NaOH (1.6 mol/L, pH 10.5), 震荡摇匀, 用 Hitachi F-7000 荧光分度计(激发波长 366 nm, 散发波长 453 nm)测定荧光值。采用乙醇配制 7-羟基香豆素系列浓度, 取 1 mL 溶液然后加入 450 μL Gly-NaOH (1.6 mol/L, pH 10.5), 在相同条件下测定荧光值, 用标准曲线与酶液蛋白质含量标准曲线, 计算比活力 [nmol/min · mg · pro]。

1.4.5 蛋白质含量的测定: 参照 Bradford (1976) 考马斯亮蓝 G250 法测定。

1.5 两性生命表研究

实验用对照处理与 LC_{25} 和 LC_{50} 处理的 F_1 代构建生命表。参照郝强等 (2016) 方法, 具体如下, 第 1 步: 在雌蛾产卵高峰期的 24 h 之内任意收集 5 个卵块, 将新鲜卵块用 0.5% 次氯酸钠消毒后晾干, 放入垫有湿润滤纸的培养皿中, 随机标记 30 粒卵, 待其孵化; 第 2 步: 将刚孵化的 1 龄幼虫放入有人工饲料的指形管 (直径 \times 高 = 2.0 cm \times 8.0 cm) 中饲养, 每支指形管 1 头幼虫, 待其化蛹; 第 3 步: 将蛹掏出并用 0.5% 次氯酸钠消毒, 放入另一只垫有湿润滤纸的指形管中待其羽化; 第 4 步: 成虫羽化后, 根据雌雄个体进行一比一配对, 放入圆柱形塑料杯 (上口直径 \times 下口直径 \times 高 = 9.0 cm \times 5.0 cm \times 17.0 cm) 中进行观察, 将装有一小块吸足 10% 蜂蜜水的棉花放入塑料瓶瓶盖, 然后放于圆柱形塑料杯中供成虫补充营养, 如有多余没有配对的成虫, 则从实验初期的 5 个卵块中孵化的幼虫羽化的成虫中随机挑选配对; 第 5 步: 雌性成虫生产的卵块消毒处理之后放入垫有湿润滤纸的培养皿中, 待其孵化。每天准确记录斜纹夜蛾各个阶段的生长状况、产卵情况, 直至成虫死亡。各步实验中温度、湿度和光周期均分别为 $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$, $65\% \pm 5\%$ 和 14L: 10D。

1.6 数据处理

1.6.1 生命表参数: 按照年龄-阶段两性生命表理论 (Chi, 1988) 的统计方法记录原始数据, 原始数据和生命表参数的计算在程序 TWOSEX-MSChart (Chi, 2016) 中运行, 其中, 年龄-阶段存活率 (S_{xj}) (x 是年龄, j 指发育阶段) 指个体从卵发育到年龄 x 阶段 j 的概率; 雌虫年龄-阶段繁殖力 (f_{xj}) 指雌性成虫在年龄 x 阶段 j 的产卵数, 由于雌性成虫处在斜纹夜蛾生长发育的第 10 个阶段, 所以表示为 f_{x10} ; 种群特定年龄存活率 (l_x) 指从卵发育达到年龄 x 的存活

率, $l_x = \sum_{j=1}^m S_{xj}$; 种群特定年龄繁殖力 (m_x) 指整个种群在年龄 x 的平均产卵数量, 计算为 $m_x = \frac{\sum_{j=1}^m S_{xj} f_{xj}}{\sum_{j=1}^m S_{xj}}$; 种群特定年龄存活率 (l_x) 与种群特定年龄繁殖力 (m_x) 的乘积为种群特异性年龄繁殖值 ($l_x m_x$); 特定年龄-阶段寿命期望值 (e_{xy}) 是年龄为 x , 阶段为 y 的个体能够继续存活的天数, $e_{xy} = \sum_{i=x}^n \sum_{j=y}^m S'_{ij}$, 其中 n 是各个处理的种群中最后 1 个年龄, m 是阶段的数量, S'_{ij} 是一个在年龄 x , 阶段 y 的个体能够存活到年龄 i 阶段 j 的概率; 年龄-阶段生殖值 (v_{xy}) 就是一个在 x 年龄 y 阶段的个体为种群的增长的贡献, $v_{xy} = \frac{e^{-r(x+1)}}{S_{xy}} \sum_{i=x}^n e^{-r(i+1)} \sum_{j=y}^m S'_{ij} f_{ij}$; 用 Euler-Lotka 公式 $\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1$, 根据二分迭代法估计内禀增长率 (r); 周限增长率 (λ) 计算为 e^r ; 净增殖率 (R_0) 指一个个体一生中所产的总后代数, 计算公式为 $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$; 平均世代时间 (T) 指当一个种群达到稳定增长速率 (r 和 λ) 时, 增加 R_0 所需要的时间, 即 $e^{rT} = R_0$ 或者 $\lambda^T = R_0$, 平均世代时间计算为 $T = \ln R_0 / r$ 。 S_{xj} , f_{xj} , l_x , m_x , $l_x m_x$, e_{xy} 和 v_{xy} 使用 Sigmaplot 12.5 作图, 生命表参数的平均值和标准误用 bootstrap 技术来估计, 用 Paired bootstrap test (TWOSEX-MSChart) 程序来估计不同药剂亚致死剂量作用下斜纹夜蛾的种群参数、发育历期和繁殖值间的差异显著性。

1.6.2 生物测定数据分析: 采用 POLO-Plus 10.0 软件计算 LC_{25} 和 LC_{50} 值。采用 SPSS Statistics 19 软件 (Duncan 氏新复极差法) 分析毒力, 酶活性等的差异显著性。

2 结果

2.1 噻虫啉对斜纹夜蛾幼虫的亚致死剂量

结果表明, 噻虫啉对斜纹夜蛾 3 龄幼虫 48 h 的亚致死剂量 LC_{25} 和 LC_{50} 分别为 0.334 和 0.498 $\mu\text{g/g}$ (表 1)。

2.2 噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾幼虫体内主要解毒代谢酶活性的影响

结果表明 (表 2), 噻虫啉亚致死剂量处理斜纹

表 1 噻虫啉对斜纹夜蛾 3 龄幼虫的毒力

Table 1 Toxicity of thiacloprid to the 3rd instar larvae of *Spodoptera litura*

药剂 Insecticide	试虫数 (N) Number of tested individuals	LC ₂₅ (μg/g) (95% CI)	LC ₅₀ (μg/g) (95% CI)	斜率 ± 标准误 Slope ± SE	卡方 χ ²	自由度 df
噻虫啉 Thiacloprid	180	0.334 (0.262 – 0.399)	0.498 (0.417 – 0.595)	3.873 ± 0.533	2.838	13

CI: 置信区间 Confidence interval.

表 2 噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾幼虫解毒酶比活力的影响

Table 2 Effects of sublethal doses of thiacloprid on the detoxifying enzyme activities in *Spodoptera litura* larvae

噻虫啉剂量 Dose of thiacloprid	CarE 比活力 (mmol/min · mg · pro) CarE specific activity	GSTs 比活力 (mmol/min · mg · pro) GSTs specific activity	P450s 比活力 (nmol/min · mg · pro) P450s specific activity
0 (CK)	1.13 ± 0.10 b	1.32 ± 0.15 a	18.65 ± 4.03 a
LC ₂₅	1.29 ± 0.12 ab	1.19 ± 0.10 ab	12.56 ± 1.55 a
LC ₅₀	1.64 ± 0.08 a	0.83 ± 0.05 b	10.03 ± 0.87 a

以饲喂基础饲料的斜纹夜蛾的酶比活力为对照,酶比活力为 3 次重复平均值 ± 标准误;同列数据后不同字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P < 0.05$)。With the specific activities of the enzymes in *Spodoptera litura* fed with the normal diets as the control, the specific activities of the enzymes were the mean ± SE of three replications. Means within a column followed by different letters are significantly different by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

夜蛾幼虫后,LC₂₅和 LC₅₀处理的 CarE 比活力均显著高于对照,分别为对照的 1.14 与 1.45 倍 ($P < 0.05$),其升高的倍数与药剂剂量的变化成正比;GSTs 比活力和 P450s 比活力均有不同程度的下降,尤其以 GSTs 比活力下降最为明显,与对照相比,LC₂₅和 LC₅₀处理分别下降了 17.7% 和 33.3% ($P < 0.05$),而 P450s 比活力虽受到抑制作用,但差异不显著。

2.3 噻虫啉亚致死剂量与斜纹夜蛾两性生命表

2.3.1 对生长发育与繁殖的影响:结果表明,2 个处理和 1 个对照中,在生长发育历期上有明显的差别,LC₂₅与 LC₅₀处理的卵历期、6 龄幼虫期和蛹期均显著长于对照;与对照 (29.36 d) 成虫前期比较,LC₂₅处理 (32.41 d) 与 LC₅₀处理 (34.16 d) 成虫前期均显著增长 (表 3)。同时,LC₂₅处理与 LC₅₀处理的产卵前期 (APOP) 及总产卵前期 (TPOP) 也明显长于对照;两个药剂处理的平均单雌产卵量分别为 1 269.53 粒和 1 029.41 粒,明显少于对照 (1 542.71 粒);2 个处理和 1 个对照中,雌、雄虫寿命均差异显著,其中 LC₅₀处理的雄、雌成虫寿命最短,仅为 7.63 d 和 9.68 d,与对照 (8.55 d 和 12.99 d) 差异显著 ($P < 0.05$);雌雄比例分别为 1:1.2, 1:1.1 和 1:1.2,无显著差异 (表 4)。

2.3.2 对存活率与繁殖力的影响:年龄-阶段特征存活率 (S_{xj}) 曲线 (图 1) 表示斜纹夜蛾从初产卵活

到年龄 x 和阶段 j 的可能性,在各个体之间复杂的生长发育阶段形成了大量的时间重叠,自预蛹开始,后期的生长中,LC₂₅处理和 LC₅₀处理较对照存活率有一个明显的下降;LC₅₀处理由卵完全发育为成虫的概率为 73.3%,略低于 LC₂₅处理 (74.0%),其中对照存活率最高,为 84.7%。

种群特定年龄存活率 (l_x) 曲线 (图 2) 显示,2 个处理和 1 个对照的种群特定年龄存活率 (l_x) 在生长阶段的中后期与后期各有一个较陡的一个斜线,这两个时期为种群死亡高发期,对应年龄阶段为 5 龄幼虫过度到蛹时期与成虫后期,此外 LC₂₅和 LC₅₀处理在前期有一个较陡的斜线,在卵到 2 龄幼虫时期种群死亡率较高。2 个处理和 1 个对照的种群特定年龄繁殖力 (m_x) 呈现一种先增后降的图形,并会在 30 ~ 40 d 中间达到一个繁殖高峰,LC₂₅处理的繁殖高峰产卵为 111.8 粒,LC₅₀处理为 92.3 粒,对照最高,达到 148.2 粒;雌虫年龄-阶段繁殖力 (f_{xj}) 总体趋势为先增后降。

特定年龄-阶段寿命期望值 (e_{xy}) 曲线 (图 3) 表示年龄 x 阶段 y 的个体预期能存活的总时间,随着年龄的增长,寿命期望值会随之降低,在 2 个处理和 1 个对照中,对照寿命期望值最高,而 LC₅₀处理期望值最低。

年龄-阶段生殖值 (v_{xy}) 曲线 (图 4) 表示年龄 x 阶段 y 的个体对未来种群的贡献,2 个处理和 1 个

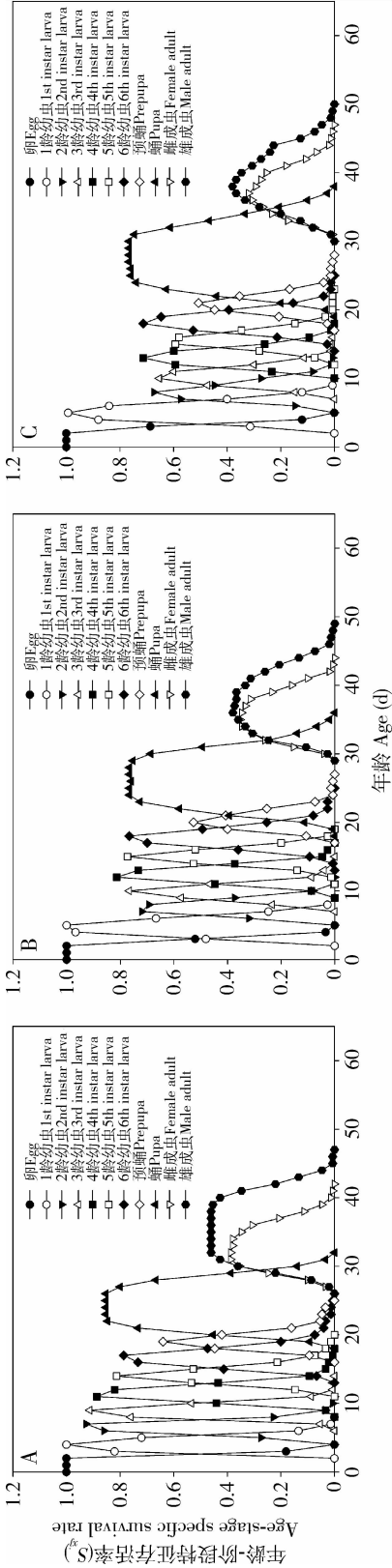


图 1 亚致死剂量噻虫啉对斜纹夜蛾年龄-阶段特征存活率 (S_{ij}) 的影响
A: 0(CK); B: LC₂₅; C: LC₅₀. 下图同 The same for the following figures.

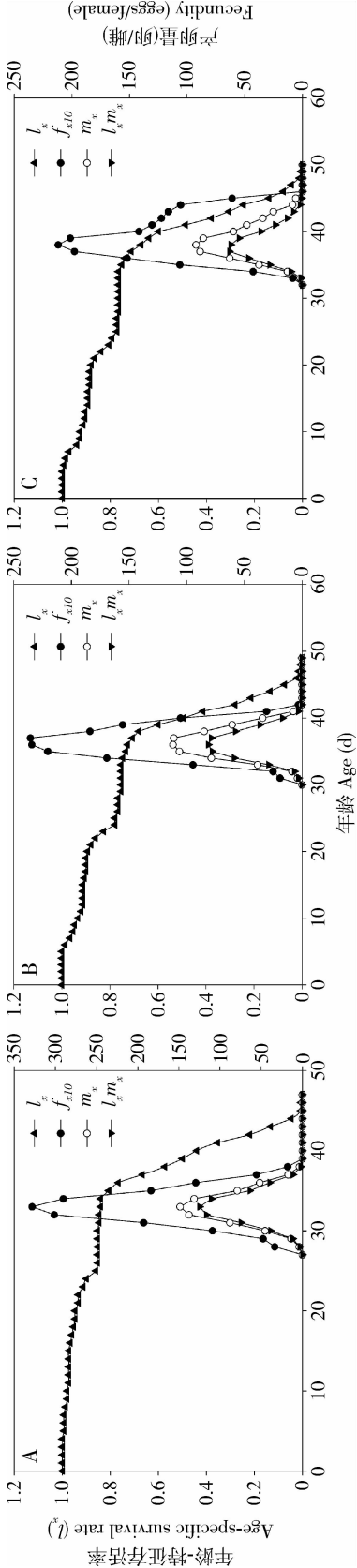


图 2 亚致死剂量噻虫啉对斜纹夜蛾种群年龄-特征繁殖力 (f_x)、雌虫年龄-特征繁殖力 (f_{x10})、种群年龄-特征繁殖值 (L_m) 的影响
the total population (m_x), and age-specific fecundity (f_{x10}), female age-specific fecundity (f_x), age-specific fecundity of *Spodoptera litura*

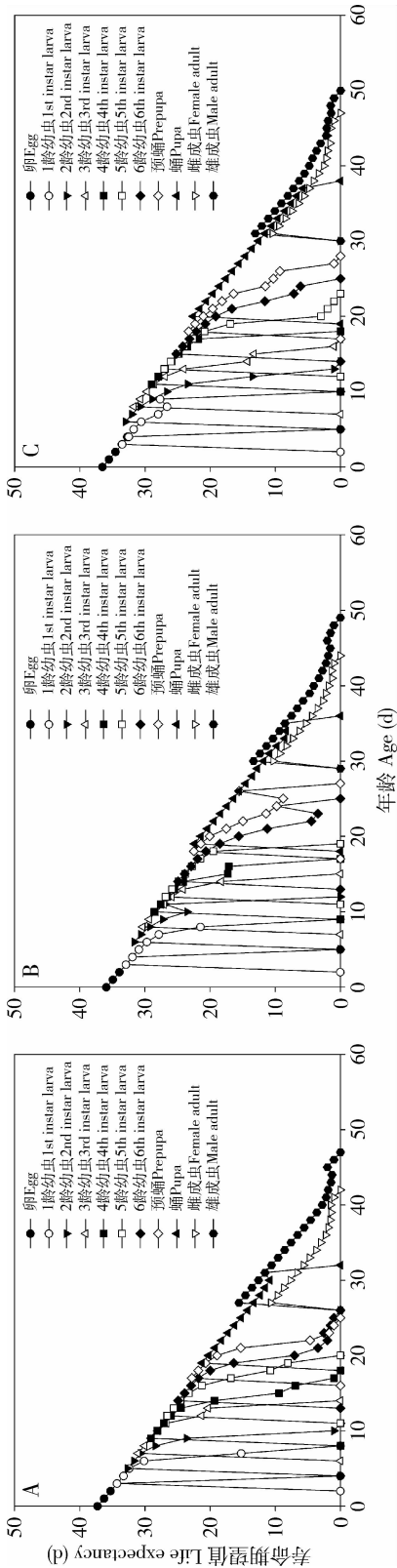


图 3 亚致死剂量噻虫啉对斜纹夜蛾年龄-阶段特征寿命期望值(e_{xy})的影响

Fig. 3 Effects of sublethal dosages of thiacloprid on age-stage specific life expectancies (e_{xy}) of *Spodoptera litura*

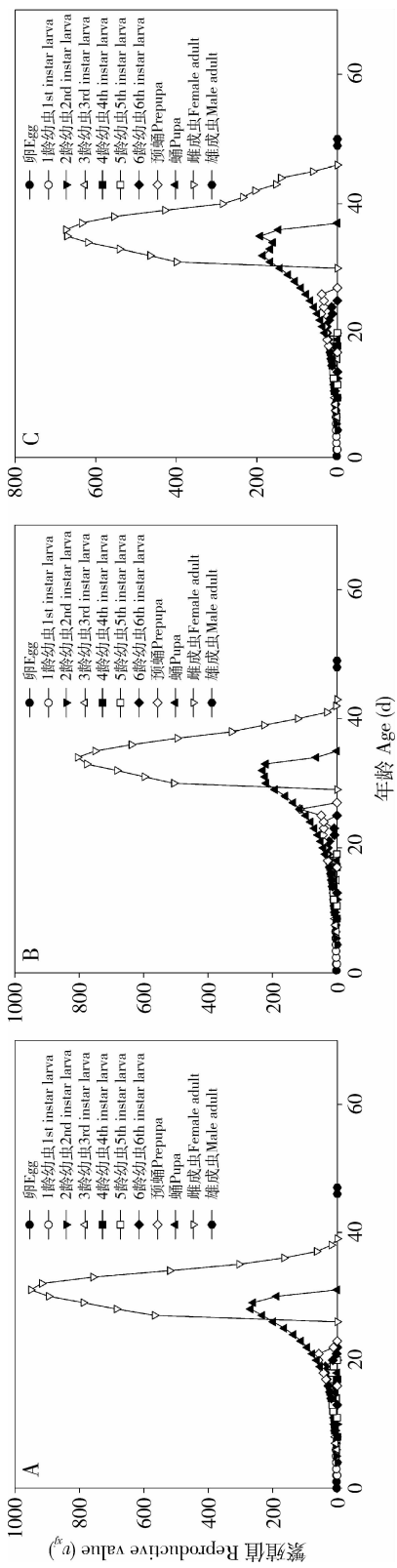


图 4 亚致死剂量噻虫啉对斜纹夜蛾的年龄-阶段特征生殖能力(v_{xy})的影响

Fig. 4 Effects of sublethal dosages of thiacloprid on age-stage specific reproductive values (v_{xy}) of *Spodoptera litura*

表 3 斜纹夜蛾在噻虫啉亚致死剂量下的卵、幼虫及蛹的发育历期

Table 3 Developmental duration of egg, larval, and pupal stages of *Spodoptera litura* after exposed to sublethal dosages of thiacloprid

龄期 Developmental stages	发育历期 Developmental duration (d)		
	0 (CK)	LC ₂₅	LC ₅₀
卵 Egg	3.18 ± 0.03 c (150)	3.55 ± 0.05 b (150)	3.81 ± 0.05 a (150)
1 龄幼虫 1st instar larva	2.69 ± 0.04 c (148)	3.41 ± 0.05 b (142)	3.56 ± 0.04 c (139)
2 龄幼虫 2nd instar larva	2.36 ± 0.04 a (146)	2.29 ± 0.04 a (138)	2.35 ± 0.04 a (135)
3 龄幼虫 3rd instar larva	2.42 ± 0.04 ab (146)	2.36 ± 0.04 b (137)	2.55 ± 0.05 a (133)
4 龄幼虫 4th instar larva	2.79 ± 0.04 a (143)	2.76 ± 0.04 a (135)	2.83 ± 0.05 a (133)
5 龄幼虫 5th instar larva	2.47 ± 0.06 a (142)	2.44 ± 0.04 a (135)	2.32 ± 0.04 b (132)
6 龄幼虫 6th instar larva	2.93 ± 0.03 b (135)	3.06 ± 0.06 a (128)	3.08 ± 0.06 a (127)
预蛹 Prepupa	1.98 ± 0.01 ab (128)	1.94 ± 0.03 b (116)	2.03 ± 0.03 a (115)
蛹 Pupa	8.86 ± 0.07 c (127)	10.53 ± 0.13 b (111)	11.83 ± 0.13 a (110)
成虫前期 Pre-adult	29.36 ± 0.11 c (127)	32.41 ± 0.20 b (111)	34.16 ± 0.17 a (110)

表中数据是平均值 ± 标准误,同一行数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$, Paired bootstrap test);小括号内数字表示存活卵粒数和试虫头数;表 4 同。Data in the table are represented as mean ± SE. Means in the same row followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$) by the paired bootstrap test. Arabic numbers in brackets indicate the number of survived insects. The same for Table 4.

表 4 斜纹夜蛾在噻虫啉亚致死剂量下的成虫寿命和雌虫生殖力

Table 4 Adult longevity and female fecundity of *Spodoptera litura* after exposed to sublethal dosages of thiacloprid

统计参数 Parameters	性别 Gender	0 (CK)	LC ₂₅	LC ₅₀
成虫寿命 (d)	雄 Male	8.55 ± 0.18 a (58)	8.42 ± 0.20 ab (53)	7.63 ± 0.35 b (51)
Adult longevity	雌 Female	12.99 ± 0.17 a (69)	10.93 ± 0.34 b (58)	9.68 ± 0.46 c (59)
产卵前期 (d)	雌 Female	1.40 ± 0.07 b (58)	2.40 ± 0.11 a (53)	2.55 ± 0.11 a (51)
Adult preoviposition period (APOP)				
总产卵前期 (d)	雌 Female	30.5 ± 0.16 c (58)	34.26 ± 0.22 b (53)	36.41 ± 0.24 a (51)
Total preoviposition period (TPOP)				
平均产卵量 (卵/雌)	雌 Female	1 542.71 ± 56.22 a (58)	1 269.53 ± 70.64 b (53)	1 029.41 ± 78.87 c (51)
Mean fecundity (eggs/female)				

对照的雌成虫随着龄期的增加而达到生殖高峰,对照在 31 d 达到高峰生殖力为 951.2 粒,第 34 d LC₂₅ 处理达到生殖高峰为 805.3 粒,LC₅₀ 处理则在 36 d 时达到最高峰为 674.2 粒。

2.3.3 对生命表种群参数的影响:结果表明(表

5),2 个处理和 1 个对照中,内禀增长率(r),周限增长率(λ),净增值率(R_0),对照最高而 LC₅₀ 处理最低,并且对照与 LC₂₅ 和 LC₅₀ 处理之间差异显著,平均世代时间(T)LC₅₀ 处理显著高对照(33.63 d),达到 38.71 d。

表 5 噻虫啉亚致死剂量对斜纹夜蛾生命表参数的影响

Table 5 Effects of sublethal dosages of thiacloprid on life table parameters of *Spodoptera litura*

种群参数 Population parameters	0 (CK)	LC ₂₅	LC ₅₀
	平均值 ± 标准误 Mean ± SE	平均值 ± 标准误 Mean ± SE	平均值 ± 标准误 Mean ± SE
内禀增值率 Intrinsic rate of increase (r)	0.19 ± 0.004 a	0.17 ± 0.004 b	0.15 ± 0.004 c
周限增长率 Finite rate of increase (λ)	1.21 ± 0.004 a	1.18 ± 0.004 b	1.16 ± 0.004 c
净增值率 Net reproductive rate (R_0)	596.51 ± 65.492 a	448.57 ± 54.971 ab	350 ± 47.843 b
平均世代时间 Mean generation time (T) (d)	33.63 ± 0.179 c	36.82 ± 0.229 b	38.71 ± 0.26 a

表中数据是平均值 ± 标准误,同一行数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$, Paired bootstrap test)。Data in the table are represented as mean ± SE. Means in the same row followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$) by the paired bootstrap test.

3 结论与讨论

羧酸酯酶 (CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GSTs) 及多功能氧化酶 (MFO) 是昆虫体内重要的三大解毒代谢酶,昆虫通过提高其体内解毒酶活性将进入其体内的有毒化合物氧化、还原、水解或结合,以增强其水溶性,将其转变成低毒或无毒的物质,使之排出体外,从而达到解毒的目的(齐浩亮等, 2017)。任学祥等(2011)研究发现,噻虫胺 LC_{15} 与 LC_{30} 剂量处理桃蚜,处理后 24 h 其体内 CarE 比活力分别增加至对照的 1.29 和 1.36 倍,有显著诱导激活作用, GSTs 比活力有显著的抑制作用,抑制率分别达到了 11.9% 和 22.7%。余慧灵等(2015)研究发现,亚致死剂量溴氰虫酰胺 (LC_{10} , LC_{25}) 处理甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫 48 h,与对照相比,CarE 活性显著升高,MFO 活性受到明显的抑制作用,这种抑制作用与剂量成正比,GSTs 活性下降,但差异不显著。申君等(2016)报道,氰氟虫腙亚致死剂量 (LC_{10} , LC_{25}) 处理小菜蛾 *Plutella xylostella* 3 龄幼虫,幼虫体内 CarE 活性升高,但影响不显著,GSTs 被显著抑制。本实验研究表明,采用噻虫啉 LC_{25} 与 LC_{50} 剂量处理斜纹夜蛾 3 龄幼虫 48 h 后,对其 CarE 活性具有明显的诱导作用,这种诱导作用均是随着剂量的增大而升高,与鄢铮和王正荣(2011)的研究结果相似,但 GSTs 活性是随着剂量的增大而下降,对细胞色素 P450 O-脱乙基酶 (ECOD) 的影响不显著。毒死蜱亚致死浓度 (1.5 mg/L) 处理小黑杨叶片后,饲喂舞毒蛾 3 龄幼虫 24 h,对其幼虫体内 3 种解毒酶均有抑制作用,CarE 活性的抑制程度最高(李慧等, 2011);而经氯虫苯甲酰胺亚致死剂量 (LC_{25} , LC_{50}) 处理小菜蛾 3 龄幼虫 24 h 和 48 h 后,其体内 CarE 影响不显著(尹飞等, 2014)。可见,杀虫剂亚致死剂量对昆虫 CarE 的作用,因昆虫种类和药剂的不同而有所差异。

杀虫剂亚致死剂量可影响昆虫的繁殖力、生长发育、生态行为和害虫抗药性等特征,产生亚致死效应 (Lee, 2000)。本研究运用 Chi (1988) 创建的年龄-龄期两性生命表理论,对传统生命表补充和改进,噻虫啉的两个亚致死剂量 (LC_{25} 和 LC_{50}) 处理斜纹夜蛾 3 龄幼虫,发现噻虫啉亚致死剂量显著抑制斜纹夜蛾的生长发育和繁殖,并表现出剂量效应。本研究中两个亚致死剂量处理,除 5 龄幼虫外,均能延长幼虫各个龄期和蛹期,但雌成虫和雄成虫的寿

命明显缩短。Saber 等(2013)报道,棉铃虫雌成虫经甲氧虫酰胺和硫双威亚致死剂量 LC_{30} 处理后,其寿命分别下降了 28% 和 23%。欧善生等(2012)研究发现,用氯虫苯甲酰胺亚致死剂量 (LC_{10} , LC_{25} 和 LC_{50}) 对棉铃虫 3 龄幼虫处理 48 h 后饲养, F_1 代 1-6 龄幼虫历期、平均蛹期均显著延长,并且 LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理的雌、雄成虫寿命明显缩短。Abbas 等(2012)报道,吡虫啉 LC_{50} 剂量连续汰选斜纹夜蛾 F_{14} 代后,对其幼虫期及蛹期的发育产生了明显的抑制作用。本研究亦发现 LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理后,由于成虫期缩短,产卵前期延长,导致产卵期显著缩短,产卵量减少, F_1 代的单雌产卵量分别降低了 17.7% 和 33.3%,这可能是由于雌成虫的卵巢生化成分受到噻虫啉亚致死剂量的影响,造成产卵骤减,并且这样的骤减与用药剂量成正比 (Perveen, 2011)。Rehan 和 Freed (2015) 在对斜纹夜蛾的研究中也发现,经甲氧虫酰胺 LC_{20} 和 LC_{30} 剂量处理 72 h,其 F_0 和 F_1 代的幼虫期延长,幼虫死亡率增加,单雌产卵量有所下降,但 F_1 代造成的影响不及 F_0 代,可能是由于药剂残留随着昆虫生长而逐渐减少。马凤娟等(2012)研究中,氰氟虫腙亚致死剂量 LC_{15} 和 LC_{25} 处理甜菜夜蛾后,亦出现与本实验相似结果, F_1 代的单雌产卵量分别降低了 14.4% 和 54.3%。本实验中 LC_{25} 和 LC_{50} 处理组平均世代时间 (T) 明显延长,孵化率、化蛹率、内禀增长率 (r)、周限增长率 (λ) 及净增殖率 (R_0) 等种群参数均显著下降,与近年来关于杀虫剂对小菜蛾、甜菜夜蛾、斜纹夜蛾、亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 等鳞翅目害虫的亚致死效应研究结果一致 (冯从经等, 2008; Mahmoudvand *et al.*, 2011; 桑松等, 2014; 陈羿渠等, 2017)。另外, LC_{25} 和 LC_{50} 剂量处理的 F_1 代,除了与对照相对应的 5 龄幼虫过度到蛹时期与成虫后期,种群死亡高发,其卵至 2 龄幼虫,死亡率明显增加,这表明, LC_{25} 和 LC_{50} 剂量的噻虫啉能显著地降低斜纹夜蛾的种群数量,使大部分个体死于幼虫期,对其正常的化蛹和羽化产生不利影响。可能因为 F_0 代药剂处理斜纹夜蛾 3 龄幼虫过后,药剂一直残留在虫体内,随着时间延长,导致在 F_1 代卵至 2 龄幼虫时期仍能持续发挥药效。

杀虫剂对害虫的亚致死效应会随着其在害虫体内残留时间的延长而增强,同时受害虫的种类、性别、化学杀虫剂和处理浓度的影响 (全林发等, 2016)。本研究仅在室内使用噻虫啉对斜纹夜蛾主要代谢酶活性及两性生命表参数进行了初步研究,

而在田间条件下对斜纹夜蛾种群的亚致死效应评估还需深入研究。

参考文献 (References)

- Abbas N, Shad SA, Razaq M, 2012. Fitness cost, cross resistance and realized heritability of resistance to imidacloprid in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Phys.*, 103 (3): 181–188.
- Abramović BF, Banić ND, Sojić DV, 2010. Degradation of thiacloprid in aqueous solution by UV and UV/H₂O₂ treatments. *Chemosphere*, 81 (1): 114–119.
- Alizadeh M, Karimzadeh J, Rassoulilian GR, Farazmand H, Hoseini-Naveh V, Pourian HR, 2012. Sublethal effects of pyriproxyfen, a juvenile hormone analogue, on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): life table study. *Arch. Phytopathol. Plant Prot.*, 45 (14): 1741–1763.
- Asperen KV, 1962. A study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method. *J. Insect. Physiol.*, 8(4): 401–406.
- Bass C, Denholm I, Williamson MS, Nauen R, 2015. The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 121: 78–87.
- Bass C, Puinean AM, Zimmer CT, Denholm I, Field LM, Foster SP, Gutbrod O, Nauen R, Slater R, Williamson MS, 2014. The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 51: 41–51.
- Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72(1): 248–254.
- Chen YQ, Xiang X, Gong CW, Wang XG, 2017. Effects of sublethal doses of chlorantraniliprole on the detoxification enzymes activities and the growth and reproduction of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Sci. Agric. Sin.*, 50(8): 1440–1451. [陈羿渠, 向兴, 贡常委, 王学贵, 2017. 氯虫苯甲酰胺亚致死剂量对甜菜夜蛾主要解毒酶活性与生长繁殖的影响. 中国农业科学, 50 (8): 1440–1451]
- Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26–34.
- Chi H, 2016. TWOSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. <http://140.120.197.173/Ecology/>.
- Cutler GC, Scott-Dupree CD, Tolman JH, Harris CR, 2006. Toxicity of the insect growth regulator novaluron to the non-target predatory bug *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biol. Control*, 38(2): 196–204.
- Dong JF, Wang K, Li Y, Wang SL, 2017. Lethal and sublethal effects of cyantraniliprole on *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 136: 58–63.
- Feng CJ, Lu JF, Dong QA, Fu WJ, 2008. Effects of sublethal concentration of fenoxycarb and tebufenozide on the development of *Ostrinia furnacalis* Guenée larvae. *J. Plant Prot.*, 35(2): 175–180. [冯从经, 陆剑锋, 董秋安, 符文俊, 2008. 亚致死剂量双氧威和虫酰肼对亚洲玉米螟幼虫生长发育的影响. 植物保护学报, 35(2): 175–180]
- Habig WH, Jakoby WB, 1981. Assays for differentiation of glutathione S-Transferases. *Methods Enzymol.*, 77: 398–405.
- Han WS, Wang LH, Sun HH, Gao XW, 2011. Research progress on sublethal effects of insecticides on insect. *China Plant Prot.*, 31 (11): 15–20. [韩文素, 王丽红, 孙姗姗, 高希武, 2011. 杀虫剂对昆虫的亚致死效应的研究进展. 中国植保导刊, 31 (11): 15–20]
- Hao Q, Huang Q, Liang WB, Gong CW, Wang XG, 2016. Age-stage two-sex life tables of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) at different temperatures. *Acta Entomol. Sin.*, 59 (6): 654–662. [郝强, 黄倩, 梁伟博, 贡常委, 王学贵, 2016. 不同温度下斜纹夜蛾的两性生命表. 昆虫学报, 59(6): 654–662]
- İşci M, Ay R, 2017. Determination of resistance and resistance mechanisms to thiacloprid in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) populations collected from apple orchards in Isparta Province, Turkey. *Crop Prot.*, 91: 82–88.
- Kailasa SK, Rohit JV, 2017. Tuning of gold nanoparticles analytical applications with nitro and hydroxy benzyindole-dithiocarbamates for simple and selective detection of terbufos and thiacloprid insecticides in environmental samples. *Colloid. Surface A*, 515: 50–61.
- Karuppaian V, Srivastava C, Subramanian S, 2015. Effect of host plants on insecticide susceptibility and detoxification enzymes activity in *Spodoptera litura* Fabricius (Noctuidae: Lepidoptera). *Proc. Natl. Acad. Sci. India Sect. B Biol. Sci.*, 86(3): 715–721.
- Langer-Jaeschrich M, Köhler HR, Gerhardt A, 2010. Assessing toxicity of the insecticide thiacloprid on *Chironomus riparius* (Insecta: Diptera) using multiple end points. *Arch. Environ. Con. Tox.*, 58 (4): 963–972.
- Lee CY, 2000. Sublethal effects of insecticides on longevity, fecundity and behaviour of insect pests: a review. *J. Biosci.*, 11(1): 107–112.
- Li H, Yan SC, Wang ZY, Ge SL, Cao CW, 2011. Effects of chlorpyrifos on food utilization and detoxifying enzymes and acetylcholinesterase of *Lymantria dispar*. *Forest Res.*, 24(3): 345–349. [李慧, 严善春, 王志英, 葛士林, 曹传旺, 2011. 毒死蜱对舞毒蛾食物利用和解毒酶及 AChE 活性的影响. 林业科学研究, 24(3): 345–349]
- Li J, Wang QM, Zhang L, Guo XW, 2012. Characterization of imidacloprid resistance in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 102(2): 109–114.
- Ma FJ, Li YD, Gao XW, 2012. Sublethal effects of metaflumizone on the development and reproduction of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 49(2): 428–433. [马凤娟, 李永丹, 高希武, 2012. 氟氟虫脒亚致死剂量对甜菜夜蛾生长发育和繁殖力的影响. 应用昆虫学报, 49(2): 428–433]
- Mahmoudvand M, Abbasipour H, Garjan AS, Bandani AR, 2011. Sublethal effects of hexaflumuron on development and reproduction of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Insect Sci.*, 18(6): 689–696.

Ou SS, Liang P, Song DL, Shi XY, Gao XW, 2012. Effects of sublethal dosage of chlorantraniliprole on development and detoxifying enzymes activity of *Helicoverpa armigera*. *Plant Prot.*, 38(4): 1–8. [欧善生, 梁沛, 宋敦伦, 刘雪岩, 高希武, 2012. 氯虫苯甲酰胺亚致死剂量对棉铃虫生长发育和解毒酶活性的影响. 植物保护, 38(4): 1–8]

Perveen F, 2011. Effects of sublethal doses of chlorfluzuron on the ovarian biochemical constituents of *Spodoptera litura*. *Afr. J. Biotechnol.*, 10(62): 13598–13604.

Qi HL, Cui L, Wang QQ, Liu F, Rui CH, 2017. Toxicity of broflanilide to *Plutella xylostella* and its influence on the activities of related enzymes in *P. xylostella*. *Plant Prot.*, 43(1): 112–116. [齐浩亮, 崔丽, 王芹芹, 刘峰, 芮昌辉, 2017. 溴虫氟苯双酰胺对小菜蛾的毒力及相关酶活性的影响. 植物保护, 43(1): 112–116]

Quan LF, Zhang HJ, Sun LN, Li YY, Yan WT, Yue Q, Qiu GS, 2016. Research advances in sublethal effect of pesticide. *J. Agric.*, 6(5): 33–38. [全林发, 张怀江, 孙丽娜, 李艳艳, 闫文涛, 岳强, 仇贵生, 2016. 杀虫剂对害虫的亚致死效应研究进展. 农学学报, 6(5): 33–38]

Rehan A, Freed S, 2015. Fitness cost of methoxyfenozide and the effects of its sublethal doses on development, reproduction, and survival of *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.*, 44(5): 513–520.

Rehan A, Freed S, 2014. Selection, mechanism, cross resistance and stability of spinosad resistance in *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Crop Prot.*, 56: 10–15.

Ren XX, Wang G, Zuo YM, Wang KY, Wang J, 2011. The toxicity and effects of sublethal doses on detoxifying enzymes of clothianidin to *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomol. Sin.*, 54(3): 299–305. [任学祥, 王刚, 左一鸣, 王开运, 王杰, 2011. 噻虫胺对桃蚜的毒力及其亚致死剂量对桃蚜解毒酶系活力的影响. 昆虫学报, 54(3): 299–305]

Saber M, Parsaeyan E, Vojoudi S, Bagheri M, Mehrvar A, Kamita SG, 2013. Acute toxicity and sublethal effects of methoxyfenozide and thiodicarb on survival, development and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Crop Prot.*, 43: 14–17.

Sang S, Shu BS, Hu MY, Wang Z, Zhong GH, 2014. Sublethal effects of cyantraniliprole on the development and reproduction of the cabbage cutworm, *Spodoptera litura*. *J. South China Agric. Univ.*, 35(5): 64–68. [桑松, 舒本水, 胡美英, 王政, 钟国华, 2014. 溴氰虫酰胺对斜纹夜蛾生长发育及繁殖的亚致死效应. 华南农业大学学报, 35(5): 64–68]

Sayyed AH, Ahmad M, Saleem MA, 2008. Cross-resistance and genetics of resistance to indoxacarb in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.*, 101(2): 472–479.

Shen J, Lu YH, Zhang SZ, You H, Li JH, 2016. Effects of sublethal concentrations of metaflumizone on detoxifying enzyme activity, and expression of cytochrome P450 genes, in *Plutella xylostella* (L.). *Chin. J. Appl. Entomol.*, 53(2): 256–263. [申君, 鲁艳辉, 张淑真, 游红, 李建洪, 2016. 亚致死浓度氟虱虫脒对小菜蛾三种解毒酶及 P450 mRNA 表达量的影响. 应用昆虫学报, 53(2): 256–263]

Su JY, Lai TC, Li J, 2012. Susceptibility of field populations of *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) in China to chlorantraniliprole and the activities of detoxification enzymes. *Crop Prot.*, 42: 217–222.

Takatsuka J, Okuno S, Nakai M, Kunimi Y, 2016. Genetic and phenotypic comparisons of viral genotypes from two nucleopolyhedroviruses interacting with a common host species, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Invertebr. Pathol.*, 139: 42–49.

Wang XG, Gao XW, Liang P, Shi XY, Song DL, 2016. Induction of cytochrome P450 activity by the interaction of chlorantraniliprole and sinigrin in the *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 45(2): 500–507.

Xiao P, He J, Liu YJ, Qiu XC, Jiao YY, 2009. The relationship of resistance to lambda-cyhalothrin with detoxification enzyme activity in *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 52(10): 1097–1102. [肖鹏, 贺金, 刘永杰, 邱秀翠, 焦艳艳, 2009. 斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯不同抗性水平与解毒代谢酶的关系. 昆虫学报, 52(10): 1097–1102]

Yan Z, Wang ZR, 2011. Sublethal effect of abamectin on 3rd instar larvae of *Prodenia litura*. *Chin. J. Tropic. Crops*, 32(10): 1945–1950. [鄢铮, 王正荣, 2011. 阿维菌素对斜纹夜蛾 3 龄幼虫的亚致死效应研究. 热带作物学报, 32(10): 1945–1950]

Yin F, Feng X, Li ZY, Lin QS, Hu ZD, Zhang DY, Chen HY, 2014. Effects of sublethal concentrations of chlorantraniliprole on detoxifying enzyme activity in *Plutella xylostella* (L.). *Plant Prot.*, 40(2): 66–69. [尹飞, 冯夏, 李振宇, 林庆胜, 胡珍娣, 张德雍, 陈焕瑜, 2014. 亚致死剂量氯虫苯甲酰胺对小菜蛾体内活性酶的影响. 植物保护, 40(2): 66–69]

Yin XH, Wu QJ, Li XF, Zhang YJ, Xu BY, 2008. Effect of sublethal concentrations of spinosad on the activities of detoxifying enzymes in the larvae of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Chin. J. Pestic. Sci.*, 10(1): 28–34. [尹显慧, 吴青君, 李学峰, 张友军, 徐宝云, 2008. 多杀菌素亚致死浓度对小菜蛾解毒酶系活力的影响. 农药学报, 10(1): 28–34]

Yue B, Wilde GE, Arthur F, 2003. Evaluation of thiamethoxam and imidacloprid as seed treatments to control European corn borer and Indianmeal moth (Lepidoptera: Pyralidae) larvae. *J. Econ. Entomol.*, 96(2): 503–509.

Yu HL, Xiang X, Yuan GX, Chen YQ, Wang XG, 2015. Effects of sublethal doses of cyantraniliprole on the growth and development and the activities of detoxifying enzymes in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(6): 634–641. [余慧灵, 向兴, 袁贵鑫, 陈羿渠, 王学贵, 2015. 溴氰虫酰胺亚致死剂量对甜菜夜蛾生长发育及体内解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 58(6): 634–641]

Zhang P, Liu F, Mu W, Wang QH, Li H, Chen CY, 2014. Life table study of the effects of sublethal concentrations of thiamethoxam on *Bradysia odoriphaga* Yang and Zhang. *Pestic. Biochem. Phys.*, 111: 31–37.